

Vergleichende Untersuchungen am Verdauungstrakt
verschiedener Lachniden (Aphidina, Hemiptera)

Inaugural-Dissertation zur
Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
Frankfurt am Main

vorgelegt von
Fritz Stroman
Offenbach am Main

1963

1964

1. Berichterstatter: Prof. Dr. P. Rietschel
2. Berichterstatter: Prof. Dr. M. Lindauer

Tag der mündlichen Prüfung: 21. Februar 1964



Die Vervielfältigung erfolgt mit Genehmigung der
Naturwissenschaftlichen Fakultät.

Inhalt:

A. Einleitung

B. Material und Methoden

C. Anatomische Verhältnisse

I. Mundwerkzeuge und Nahrungsaufnahme

1. Stechborsten und Labium

2. Mundpumpe

3. Speicheldrüsen

II. Oesophagus und Valvula cardiaca

III. Der Mitteldarm

1. Der Magen

2. Der Dünndarm

IV. Die Filterkammer

V. Enddarm und After

VI. Die Länge des Darmes und der Filterkammer beim Vergleich der verschiedenen Arten.

VII. Schlingenbildung und Entwicklung des Filterkammerdarmes

1. „Situs inversus“ bei Aphidoiden

2. Der Schlingenverlauf des Mitteldarmes

3. Entwicklung des Filterkammerdarmes

VIII. Vergleich des Grundschemas des Lachnidendarmes mit dem Darmverlauf anderer Aphidoiden

IX. Die Filterkammer anderer Homopteren im Vergleich mit der der Lachniden

D. Diskussion der Ergebnisse

Zusammenfassung

Literatur

Abbildungen

A. E i n l e i t u n g

Von Blattläusen sind zwei grundsätzlich verschiedene Ernährungsweisen bekannt: die einen leben vom Inhalt der Parenchymzellen ihrer Wirtspflanzen, die anderen vom Siebröhrensaft, den sie durch Anstechen des Phloems gewinnen. Die letzteren Arten fallen durch den stark zuckerhaltigen Kot - den "Honigtau"-auf, der für Bienen und Ameisen eine begehrte Nahrung darstellt. Bis vor wenigen Jahren hatte man angenommen, daß zur Unterhaltung des Nahrungszuflusses die Saugleistung der Mundpumpe nötig sei. Die Versuche Mittlers (1954, 1955) zeigten aber, daß der Siebröhrensaft bei Tuberolachnus unter so beträchtlichem Druck in den Verdauungstrakt der Tiere gepreßt wird, daß während der Nahrungsaufnahme abgetötete Läuse aufgebläht werden und sogar zerplatzen. Diese Ergebnisse machten es wünschenswert, Untersuchungen darüber anzustellen, in welcher Weise der Organismus an eine solche, wohl einzigartige Ernährungsweise angepaßt ist.

Die Familie der Lachniden erschien aus mehreren Gründen für eine solche Untersuchung geeignet. Die meisten der Arten sind durch die bestehende Ameisentrophobie als Siebröhrenzapfer bekannt. Tuberolachnus, das Objekt, an dem Mittler seine Beobachtungen gemacht hatte, wird nicht von Ameisen besucht; den Gründen hierfür nachzugehen war ebenfalls von Interesse. Ferner lagen bereits die Untersuchungen von Leonhardt (1940) und Michel (1942) vor, deren Ergebnisse unter dem neuen Gesichtspunkt der Druckverhältnisse zu überprüfen waren. Außerdem sind die Lachniden in sofern von besonderem Interesse, als sie - und drei Genera der Aphididen - nach Mordvilko (1895) und Börner (1938) die einzigen Blattläuse sind, die mit der Filterkammer die gleiche Sonderbildung des Darmes besitzen wie alle anderen Homopteren. Letzlich erleichterten sie durch ihre Größe die manuelle Frischpräparation, die sich als sehr fruchtbar erwies. Allerdings war es von vornherein klar, daß die an Lachniden gewonnenen Erkenntnisse nicht

ohne weiteres auf Blattläuse ohne Filterkammer anwendbar sind. In einigen Punkten war es möglich, solche Arten zum Vergleich heranzuziehen.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Johann Wolfgang Goethe-Universität in Frankfurt am Main unter Anleitung von Herrn Professor Dr. P. Rietschel ausgeführt, dem an dieser Stelle für Anregung und Kritik mein besonderer Dank gebührt. Für die freundlichen Hinweise in Fragen der statistischen Bearbeitung habe ich Frau Prof. Dr. M. P. Geppert zu danken.

B. Material und Methode.

Bis auf Buchneria, die ich aus dem Schwarzwald beschaffen konnte, stammten alle untersuchten Arten aus der Umgebung Frankfurts. Die Nomenclatur entspricht dem von Börner und Heinze bearbeiteten Aphidoidenbeitrag im Sauer'schen Handbuch (1957). Zur Charakterisierung der Arten werden jeweils stichwortartig die ökologischen Beziehungen vermerkt, soweit sie beim Sammeln beobachtet wurden.

L a c h n i n a e:

Stomaphis quercus L., in Borkenrissen am Stammgrund von Eichen (Quercus robur), teilweise auch unter der Erde, in von Ameisen geschaffenen Hohlräumen. Intensive Trophobie mit Lasius fuliginosus.

Lachnus roboris L., an bis zu vierjährigen Zweigen von Eiche (Quercus robur). Besonders starker Befall konnte an niedrigem Buschwerk festgestellt werden. Intensiver Ameisenbesuch (Formica, Lasius).

Schizodryobius pallipes Htg., an starken Ästen von Buche (Fagus silvatica). Starker Besuch durch Formica.

Tuberolachnus salignus Gmel., an verschiedenen Weiden (Salix alba, S. amygdalina, S. fragilis u.a.). Bevorzugt einjährige „Wassersprosse“, trat im Spätherbst 1961 in Massen auf, konnte aber 1962 nicht wieder gefunden werden. Kein Ameisenbesuch, der Honigtau wird jedoch von Ameisen auf Pflanzenteilen abgesammelt.

Maculolachnus submacula Walk., im Frühjahr an Haupttrieben von Zierrosenbüschen, Trophobie mit Lasius niger.

T r a m i n a e :

Protrama (ranunculi?), Art war wegen der geringen Menge des Materials nicht sicher zu bestimmen. An Wurzeln von Artemisia vulgaris. Trophobie mit Lasius flavus.

Trama trglodytes v. Heyd., wie vorige.

C i n a r i n a e :

Cinara laricicola CB., an bis zu dreijährigen Lärchentrieben (Larix europaea), meist kleinere Kolonien; Trophobie mit Formica, Serviformica und Lasius.

Cinara pini L., Kalt., Pinus silvestris und Pinus nigra, bevorzugt an Maitrieben oder Infloreszenzen. Regelmäßig Ameisenbesuch verschiedener Arten.

Cinaropsis pruinosa Htg., von einer etwa zehnjährigen Fichte (Picea excelsa) an Stamm und Zweigen im Kronenbereich. Besuch durch Formica.

Cinaropsis pilicornis Htg., an Picea excelsa, meist auf der Unterseite der Maisprossen. Ameisenbesuch spärlich, trotz unmittelbar benachbarter Kolonie.

Cinaria nuda Mordv., von einer kleinen Kiefer (Pinus silvestris) am dies- und vorjährigen Haupttrieb. Trophobie mit Formica.

Buchneria pectinatae Nördl., von Abies alba, ziemlich zerstreut zwischen den Nadeln. Ameisenbesuch scheint selten zu sein, wurde aber in einem Fall sicher beobachtet.

Cupressobium juniperi Deg., an den Triebenden von Wacholder (Juniperus communis) in kleinen, zerstreuten Kolonien, von verschiedenen Ameisenarten besucht.

Protolachnus agilis Kalt., kleinste, sehr bewegliche Art an ausgewachsenen Nadeln von Pinus silvestris. Kein Ameisenbesuch beobachtet.

Schizolachnus pineti F., wie vorige Art, doch weniger beweglich und mit deutlicher Wachsausscheidung.

Zum Vergleich in einigen speziellen Fragen wurden noch andere Arten, die nicht zu den Lachniden gehören, verwendet. Sie werden an entsprechender Stelle im Text angeführt.

Zur histologischen Untersuchung wurde das Material in der Regel am Fundort in Carnoyschem Gemisch oder nach Schweitzer (70 ml 0,5%ige methylalkoholische Pikrinsäurelösung, 12 ml Chloroform, 12 ml Formol, 6 ml Eisessig) fixiert, wobei sich das letztere Gemisch als geeigneter erwies. Die Objekte wurden über Methylbenzoat und Benzol geführt, in Paraffin eingebettet und 10 μ dick geschnitten. Gefärbt wurde mit Eisen-hämatoxylin nach Weigert und Benzolichtborédaux.

Die Frischpräparation unter der Binocularlupe erfolgte möglichst bald nach dem Sammeln. Die Tiere wurden dazu mit Äther betäubt und in Wachsschälchen eingeschmolzen. Die Instrumente wurden teils aus Nadeln teils aus Rasierklingenbruchstücken gefertigt. Messungen wurden mit dem Okularmikrometer durchgeführt.

Die Embryonalentwicklung des Filterkammerdarmes wurde anhand von Serienschnitten virginogener Tiere, die stets Embryonen verschiedener Stadien enthalten, rekonstruiert.

Die anatomische Terminologie entspricht Weber (1928), sofern nicht besondere Hinweise gegeben werden.

C. Anatomische Verhältnisse

I. Mundwerkzeuge und Nahrungsaufnahme.

1. Stechborsten und Labium.

Die Nahrungsaufnahme der Homopteren ist durch die Arbeiten Webers (1928, 1930) seit langem bekannt. Sie geschieht mit Hilfe der maxillaren und mandibularen Stechborsten, die innerhalb des Pflanzengewebes durch eine Scheide aus erhärtetem Speichel, außerhalb in einer Gleitrinne des als Rüssel ausgebildeten Labiums geführt werden. So wird seitliches Ausweichen während des Einstechens verhindert. Die Lachniden suchen dabei im Phloem die Siebröhren auf, die, wie Mittler (1954) an Tuberolachnus salignus zeigte, eine unter Umständen

tagelange Entnahme von Saft zulassen. Da der Saft unter beträchtlichem Turgordruck steht, ist eine Saugleistung nach dem Einstechen nicht mehr nötig.

Eine Zufallsbeobachtung bestätigte gleiche Verhältnisse auch bei Stomaphis. Beim Sammeln fielen in zwei Fällen Lasius fuliginosus auf, die intensiv um ein Objekt bemüht waren, das sich bei näherer Betrachtung als noch in der Rinde steckender Lausrüssel erwies. Offenbar trat aus dem freien Ende Siebröhrensaft aus, den die Ameisen ebenso begierig aufnahmen wie den gewohnten Honigtau.

Das Labium ist in der Regel viergliedrig; das Grundglied wird leicht übersehen, da es weichhäutig und unbehaart ist und unter Einstülpen des zweiten Gliedes in den Körper eingezogen werden kann. Bei Stomaphis weichen hierin die Verhältnisse auffällig von denen anderer Arten ab. Das gesamte Labium ist dort so stark verlängert, daß es etwa doppelte Körperlänge erreicht. Das Grundglied ist dabei ebenso lang wie das zweite, gleich diesem behaart und mit einer Gleitrinne zur Aufnahme der Stechborsten versehen (Börner 1952). Trotzdem kann auch bei Stomaphis der Rüssel durch Einstülpen des zweiten Gliedes in das Grundglied auf etwa $1/3$ seiner Länge verkürzt werden, da dann nur noch das dritte und vierte Glied, die zusammen die Länge des ersten oder zweiten erreichen, aus dem Körper ragen. Das Gelenk zwischen Grundglied und zweitem Glied liegt dabei ventrad eingekrümmt weit im Innern des Abdomens. Der *Musculus adductor primus labii*, der etwa in der Mitte des Grundgliedes und an einem apodemalen Vorsprung am Gelenk des zweiten Gliedes mit dem Grundglied ansetzt, verläuft dann als Sehne des Bogens, den das System bildet, frei durch die Leibeshöhle. Den Anfang der Einstülpung, bis etwa zur Hälfte des Grundgliedes, könnte dieser Muskel bewirken, jedoch erscheint die weitere nur dadurch möglich, daß die Flankenmuskulatur einen Unterdruck erzeugt. Unter welchen Umständen und in welcher Zeit der Rüssel eingezogen wird, konnte nicht beobachtet werden. Immerhin scheint es ein Manöver zu sein, das einige Zeit erfordert, denn man kann häufig beobachten, wie der unter das Abdomen geklappte Rüssel unverkürzt nachgeschleppt wird. Andererseits

stellt diese Fähigkeit zweifellos einen erheblichen Vorteil beim Einstechen in das Rindengewebe dar, wenn es nicht sogar erst durch sie ermöglicht wird.

Am Hypopharynx laufen die Stechborsten laterad auseinander und Hypopharynx, Laminae mandibulares und maxillares sowie Anteclypeus bilden bis zur sogenannten Mundpumpe als Mundhöhle den dichten Abschluß des Nahrungsrohres. Am Übergang in die Mundpumpe findet sich das Gebilde der „Mundknöpfe“, das Weber (1928) als Sitz von Chemorezeptoren erkannt hat. Bei den Lachniden ist der Abschnitt, den Weber als Mundhöhle bezeichnet, relativ kürzer als bei Aphis.

2. Mundpumpe.

Die Mundpumpe, wie sie Weber für Aphis fabae beschrieben hat, findet sich im Wesentlichen unverändert auch bei den Lachniden. Das deutlich sklerotisierte Nahrungsrohr ist ventrad u-förmig eingefaltet, so daß durch Kontraktion der in der konkaven Falte ansetzenden Dilatatoren das Lumen erweitert wird. Antagonistisch wirkt nur die Elastizität der hinteren, etwas stärker sklerotisierten Wand. Die Dilatatoren setzen in der frontalen Falte an einer leistenförmigen Bildung mit kurzen Sehnen an und entspringen in zwei Reihen am Anteclypeus, Postclypeus und an dessen hinteren, leistenförmig verdickten Rand. Die Homologisierung der Muskeln mit denen von Aphis ist möglich, wenn auch die Trennung des ersten und zweiten Dilatatoren weniger deutlich und nur in der Insertion möglich ist. (Abb. 1).

Auffällig abweichend sind die Verhältnisse nur bei Stomaphis quercus. Der Kopf ist bei dieser Art weniger stark ventrad gerichtet, was mit der Überlänge des Rüssels im Zusammenhang stehen dürfte. Während bei allen anderen untersuchten Lachniden die Mundpumpe bis zum Übergang in den Oesophagus mehr oder weniger gerade verläuft, findet sich bei Stomaphis eine zusätzliche ventrade Einbuchtung, in der das Oberschlundganglion Platz findet. In Längsschnitten bietet somit die Mundpumpe zusammen mit dem Anfang des Oesophagus etwa die Gestalt eines M. Die Muskeln, die in diesem Bereich ansetzen - frontal der

*Musculus dilatator*₃, caudal der *Musculus retractor pistilli*, der die Speichelpumpe erweitert und bei den Lachniden auch am Querarm des Tentoriums entspringt - sind dementsprechend gegabelt (Abb. 2).

In der Höhe des Tentoriumquerarmes geht die Mundpumpe in den Oesophagus über; über ihm knickt der Nahrungskanal bei allen Arten scharf caudad ab. Nach Weber (1928) ist dieser Teil des Vorderdarmes als Pharynx anzusprechen. Die geschilderten Verhältnisse weichen etwas von denen ab, die bei Aphis fabae vorliegen. Die Krümmung ist dort weit weniger scharf und verläuft in einigem Abstand vom Tentorium, mit dem der Pharynx durch die *Musculi depressores pharyngis* verbunden ist. Entsprechende Muskeln verlaufen bei den Lachniden an dieser Stelle über den Pharynx, den sie durch Kontraktion möglicherweise verschließen, indem sie ihn fest gegen den Querarm des Tentoriums pressen. Wie die *Musculi depressores pharyngis* bei Aphis, so dürften auch diese Muskeln zur Pharynxmuskulatur zu rechnen sein.

Die Fähigkeit durch einen Verschuß weiteres Einströmen von Nahrung zu verhindern, ergibt sich aus den Beobachtungen Mittlers (1953), daß betäubte Tiere weder defäzieren noch durch den Siebröhrensaft aufgebläht werden und zerplatzen, wie es mit abgetöteten geschieht. Die von Banks und Nixon (1958) für Aphis fabae geäußerte Vermutung, die Mundpumpe bilde bei entspannten Dilatatoren den Verschuß, erscheint für Lachniden wenig glaubhaft. Der Verschuß der Mundpumpe beruht nur auf der Elastizität ihrer Wände und es besteht kein Grund zu der Annahme, daß diese im Tode nachläßt; eine reflektorischer Verschuß durch Muskeln würde hingegen das Phänomen erklären. Ein weiterer Einwand ist die Tatsache, daß auch die entspannte Mundpumpe noch ein Lumen aufweist, das verglichen mit dem des Nahrungskanals groß erscheint.

Die Mundpumpe tritt bei Lachniden wahrscheinlich nur während des Einstechens in Tätigkeit. Da die Stechborsten selbst keinerlei Sinnesorgane enthalten, nahm Weber (1928) an, daß die Orientierung innerhalb der Pflanze mit Hilfe von Chemo-rezeptoren erfolgt, die sich besonders in den „Mundknöpfen“ aber auch sonst im Bereich der Mundhöhle finden. Es muß also

während der Stichführung immer wieder Saft aufgesaugt werden, dessen Beschaffenheit für die Blattlaus Informationen über die Lage der Stechborstenspitze enthält. Nach Anstechen einer Siebröhre ist jedoch, wie schon eingangs gesagt, keine Saugleistung mehr erforderlich.

Die deutliche Sklerotisierung der Mundpumpe reicht bis zu der Krümmung im Bereich des Tentoriums. Wenn sich der Nahrungskanal an dieser Stelle verschließt, sind nur sklerotisierte Teile des Vorderdarmes dem Druck ausgesetzt, die ihm zweifellos standzuhalten vermögen. Für die Tiere bedeutet das den Vorteil, eine ergiebige Nahrungsquelle auch dann nicht verlassen zu müssen, wenn die Aufnahmefähigkeit des Darmes vorübergehend erschöpft ist.

3. Speicheldrüsen.

Die Speicheldrüsen wurden bei Cinarinae von Leonhardt (1940) genau untersucht und beschrieben. Wie bei Aphis finden sich auch bei den Lachniden je zwei Haupt- und Nebendrüsen, die rechts und links im Prothorax liegen und die einen gemeinsamen Ausführungsgang zur Speichelpumpe besitzen. Leonhardt war bereits aufgefallen, daß bei den von ihm untersuchten Arten der dorsoventrale Längsspalt der Hauptdrüsen weit weniger deutlich ausgebildet war als (nach Weber) bei Aphis. Beim Vergleich aller verfügbaren Arten zeigte sich, daß, angefangen mit Stomaphis, sich dieser Spalt kontinuierlich verringert; bei mittelgroßen Formen hat die Drüse noch ein etwa herzförmiges Aussehen, bei Protolachnus ist der Spalt völlig verschwunden. Es bleibt aber in jedem Fall eine auffällige bilaterale Symmetrie im Bau der Hauptdrüsen, die sich auch schon früh in der Embryonalentwicklung findet. In allen Fällen zeigte sich übrigens, daß die Symmetrieebene der Hauptdrüse um einen Winkel von etwa 30° von der Dorsoventralebene abweicht, d.h. nur auf Schnitten von Tieren zu sehen ist, die entsprechend orientiert geschnitten wurden. Auch die von Leonhardt gefundene Differenzierung in drei Zelltypen, Hauptzellen, abdominale und craniale Deckzellen, findet sich bei allen Arten. Die von ihm angegebene Zweikernigkeit aller Speicheldrüsenzellen trifft nach meinen Beobachtungen

nur für die Hauptdrüse zu. In der Nebendrüse fanden sich immer Zellen mit nur einem Kern. Dieser Teil der Speicheldrüse liegt craniad der Hauptdrüse und ist mit ihr durch einen Ausführungsgang verbunden, der im Bau den anderen Ausführungsgängen gleicht. Anders als bei Aphis, wo nach Weber (1928) dieser Verbindungsgang kurz und gerade ist, ist er bei den Lachniden mehr oder weniger ausgeprägt verlängert und gekrümmt, am auffälligsten bei Stomaphis. Die Nebendrüse selbst besteht bei Stomaphis aus 15-16, bei den anderen Arten aus 6-8 Zellen, die in einem craniad-offenen Halbkreis angeordnet sind. Für Aphis gibt Weber 3-4 Zellen für die Nebendrüse an. Sekretionsstadien, wie sie Weber und Leonhardt beschreiben konnte ich nicht feststellen. Solche Stadien dürften sich auch nur bei Tieren finden, die gerade frisch eingestochen haben oder innerhalb des Phloems neue Siebröhren suchen. Nach Mittler (1957) ist zum Aufnehmen des Siebröhrensaftes keine Speichelsekretion erforderlich, da er aus abgetrennten Rüsseln von Tuberolachnus tagelang Siebröhrensaft gewinnen konnte. Deshalb sind beim ruhig saugenden, ebenso wie beim Hungertier nur die Stadien mit Bereitstellung von Sekret zu erwarten, da keine Einrichtung zur Speicherung besteht.

Die Ausführungsgänge des gesamten Speicheldrüsensystems sind sehr eigentümlich gebaut. Stark vakuolisierte, großkernige Zellen umschließen ein englumiges Chitinkanälchen. Der Bau dieser Zellen, sowie die sonst unerklärliche Verlängerung des Ausführungsganges der Nebendrüsen lassen eine Beteiligung an der Sekretion möglich erscheinen. Da der Speichel innerhalb der Pflanze erhärtet, wäre an ein Sekret zu denken, das vorzeitig erhärteten Speichel zu lösen vermag und so eine Verstopfung des englumigen Systems verhindert.

Im Bau der Speichelpumpe fand ich keine wesentlichen Unterschiede zu den Angaben früherer Autoren. Es scheint, daß sie bei allen Rynchoten recht einheitlich gebaut und nur in der Leistung den jeweiligen Anforderungen entsprechend angepaßt ist. Die von Mittler (1957) bei Tuberolachnus aus der Viskosität des Siebröhrensaftes, der Länge und dem elektronenoptisch ermittelten Querschnitt des von den Stechborsten gebildeten Nahrungsganges

errechneten Drucke in der Größenordnung 20-30 at., lassen auch für die Leistung der Speichelpumpe gewisse Rückschlüsse zu. Diese muß den inneren Widerstand der Stechborsten und den Turgor des Pflanzengewebes überwinden. Bei den Lachniden sind die Cupula und die zugehörigen Muskeln, besonders der *Musculus retractor pistilli*, wesentlich kräftiger ausgebildet als (nach den Abbildungen Webers) bei Aphis fabae.

II. Oesophagus und Valvula cardiaca.

Der Oesophagus, der vom Querarm des Tentoriums her mit sanfter S-Kurve ventrad verläuft, trifft bei den Lachniden im vorderen Abdomen auf den Enddarm, in den er eindringt. Er ist ein im Verhältnis zum Lumen recht kräftiges Rohr, das aber weder bei den einzelnen Arten noch im Vergleich zu den Angaben Webers oder Leonhardts irgendwelche Unterschiede erkennen läßt. Mit dem Eindringen des Oesophagus in den Enddarm beginnt der Abschnitt des Darmsystems, der als Filterkammer bezeichnet wird. Sein Anfang ist zugleich der Übergang des ektodermalen Vorderdarmes in den mesodermalen Mitteldarm. An dieser Stelle bildet der Oesophagus die Valvula cardiaca. Zwar hatte Baier (1938) dieses Ventil allen Homopteren, die eine Filterkammer besitzen, abgesprochen, doch war durch eine Reihe früherer Arbeiten (Knowlton, 1925; Leonhardt, 1940; Michel, 1942) das Vorkommen der Valvula bei den Lachniden erwiesen. Allerdings weichen die Angaben über den Bau erheblich von denen ab, die Weber über das Ventil von Aphis fabae machte. Dagegen konnte ich bei allen histologisch untersuchten Arten den seinen völlig entsprechende Bilder finden (Abb. 3). Wie bei Aphis, so ist auch bei den Lachniden die Cuticula des eingestülpten Oesophagusabschnittes abgelöst und durch das Sekret der drüsenartig veränderten inneren Valvulazellen zu einem voluminösen Blasenring geformt. Die sehr dünne Cuticula, die zudem bei schlechter Fixierung nicht in der ursprünglichen Lage verharret, ist offenbar von den bisherigen Bearbeitern übersehen worden. Andererseits dürfte diese aber entscheidend sein für die Ventilfunktion der Valvula cardiaca. Sie zeigt sich sehr deutlich bei der Frischpräparation. Trotz des Überdruckes in der inneren Filterkammer tritt deren Inhalt nicht durch den abgetrennten Oesophagus aus.

Die Länge des eingestülpten Doppelrohres ist bei Stomaphis etwa 0,1 mm, bei Lachnus roboris 0,06 mm, bei Cinara pini 0,1 mm, bei Aphis fabae dagegen 0,13, bei Pterocomma salicis 0,15 mm. Die Länge der Valvula cardiaca ist also unabhängig von der Körpergröße der jeweiligen Arten, bei den Lachniden geringer als bei den verglichenen Aphididen.

III. Der Mitteldarm.

Der Mitteldarm gliedert sich bei den Aphidoiden in zwei Abschnitte: den sezernierenden Magen und den resorbierenden Dünndarm. Bei den Lachniden ist der vordere, verengte Magenabschnitt an der Filterkammerbildung beteiligt; dadurch wird der Mitteldarm noch weiter unterteilt. Dieser Teil bildet aber mit dem Enddarm eine funktionelle Einheit. Er soll daher im Anschluß an die beiden anderen Mitteldarmteile in einem eigenen Abschnitt behandelt werden.

1. Der Magen.

Der Magen ist gegenüber den beiden anderen Mitteldarmabschnitten erweitert und unterscheidet sich schon dadurch von ihnen. Lediglich bei einigen Lachninae, bei Schizodryobius pallipes, Maculolachnus submacula, Lachnus roboris und (nach Knowlton 1925) bei Longistigma caryae fehlt eine solche Erweiterung. Der histologische Bau weist jedoch auch bei diesen eindeutig auf eine sekretorische Funktion hin. Die Zellen sind hier von recht unterschiedlicher Größe bei gleichem Durchmesser, ragen vielfach zottenartig in das Lumen und schnüren ihr Sekret ballenartig ab. Weber (1928) hat die Stadien der Sekretion bei Aphis fabae eingehend geschildert. Dort verläuft sie als gleichmäßige Welle von vorn nach hinten über die Magenwand. Auch bei dem von Leonhardt untersuchten Objekt, Lachnus piceae (= Cinaropsis piceae CB ?), beobachtete dieser gleiche Verhältnisse. Er schildert die Bildung von sogenannten „Sekretmembranen“, die „ungefähr der peritrophischen Membran der anderen Insekten entsprechen dürften“. Bilder, die seiner Zeichnung entsprechen, konnte ich in keinem meiner Präparate

auffinden. Seine Mikrophotographien entsprechen allerdings Verhältnissen, wie ich sie bei Tuberolachnus fand. Bei dieser Art enthielt der Magen im Querschnitt ringförmige Gebilde, deren Wand mehrschichtigen Aufbau erkennen ließ. Da auch Leonhardt die „Sekretmembranen“ nur bei dem einen Objekt, bei anderen aber, wie auch ich, ballenförmig abgeschnürtes Sekret fand, halte ich die Gebilde für identisch mit den Konkrementen, die von Dehn (1961) in Mägen von Aphisarten entdeckte und untersuchte. Danach handelt es sich um wasserunlösliche Gebilde, die nach HCl-Hydrolyse ein Gemisch verschiedenster Aminosäuren ergaben.

Neben den erwähnten Sekretballen, die im Durchmesser etwa den Magenzellen entsprechen, fanden sich in Längsschnitten der Mägen von Tuberolachnus salignus, Cinara pini sowie Cupressobium juniperi Stränge von vielfacher Länge der Magenzellen, deren Durchmesser und Färbung. Diese Sekretstränge, denn um solche handelt es sich wohl, waren regelmäßig vom caudalen Ende des Magens radiär zur Magenmitte gerichtet. Im Gegensatz zu den in Präparaten von Tuberolachnus gleichzeitig gefundenen ringförmigen Gebilden (Konkrementen), erschienen diese Stränge homogen. Offenbar kommt es bei den genannten Arten während der Sekretion der Zellen im hinteren Magenbereich zu keiner Abschnürung.

Auch bei den Arten, die keine Magenblase ausbilden, konnte ich weder Sekretionswellen noch Sekretmembranen finden, wie sie Leonhardt schildert. Die Magenzellen sind bei diesen Formen zottenartig, wobei auffällt, daß sie regelmäßig dem Nahrungsstrom entgegengerichtet sind. Dieser Abschnitt des Darmes fällt dadurch bereits im Totalpräparat durch sein „grätiges“ Aussehen auf, das ihn vom Dünndarm deutlich abhebt.

2. Der Dünndarm.

Der Übergang in den Dünndarm ist sowohl anatomisch als auch histologisch nicht zu übersehen. Bei Arten ohne erweiterten Magen findet er sich nach dem ersten Bogen, der „posthornförmigen Schleife“ (Michel, 1942), bei solchen mit Magenblase in völliger Homologie etwas hinter der Krümmung des Magen-

ausgangs. Der Dünndarm ist bei den Lachniden histologisch ebenso gebaut, wie Weber (1928) für Aphis fabae schildert. Auch bei ihnen erweckt er im Totalpräparat den Eindruck, als sei er „wie mit Kugeln gefüllt“ (Weber). Dieser Eindruck wird durch die großen, weit ins Lumen vorspringenden Zellen hervorgerufen, die sich nach außen durch die über der Tunica propria, entlang der Zellgrenzen verlaufenden Ringmuskelfasern markieren. Das freie Lumen, das die Zellen zwischen sich lassen, ist besonders vor dem Übergang in den Enddarm außerordentlich klein. Es erscheint fraglich, ob überhaupt eine nennenswerte Passage zustandekommt. Möglicherweise sind die Lachniden auch in der Lage, durch Kontraktion der erwähnten Muskulatur, die Passage nach Bedarf zu verengen oder ganz zu verschließen. Bei der Präparation zeigt sich der hohe Widerstand des Dünndarmes gegen Durchströmung deutlich an folgendem Phänomen. Verletzt oder durchtrennt man an einer Stelle hinter dem Magen die Tunica propria, so preßt der unter Druck stehende Magen- und Filterkammerinhalt dort das gesamte Dünndarmgewebe heraus.

IV. Die Filterkammer.

Während sich die übrigen Abschnitte des Darmes in entsprechender Weise auch bei anderen Blattläusen finden, ist die Filterkammer ein Organ, das, mit Ausnahme der Gattungen Acaudinum, Cryptomyzus und Capitophorus (Aphididae), nur die Lachniden mit den übrigen Homopteren gemeinsam haben. (Börner 1938). Bei den Lachniden entsteht die Filterkammer durch Umwachsen des vorderen, verjüngten Magenteils durch den erweiterten oberen Enddarm (Mordvilko, 1895). Die ausgewachsene Filterkammer ist ein System aus drei konzentrischen Rohren (vergl. Abb. 4). Das innerste davon ist der Vormagen (Vm), dem die innere Enddarmwand (IED) dicht anliegt, während die äußere (AEd) die beiden anderen in einigem Abstand umschließt. Die Durchströmungsrichtung in den beiden Darmteilen ist dabei immer entgegengesetzt. Das innere Enddarmrohr unterscheidet sich histologisch erheblich von dem äußeren. Während letzteres ganz so aufgebaut ist wie die ~~Wand~~ der Enddarmblase, die sich caudad an die Filterkammer anschließt, ist das innere Enddarmrohr stark gefaltet, seine Zellen sind wesentlich dicker und enthalten große Kerne. Die Tunica propria des Enddarmes sowie die auf ihr verlaufende Längs- und Ringmuskulatur ist mit eingefaltet und verleiht dem

inneren Doppelrohr hohe Festigkeit sowie die Fähigkeit zur Peristaltik und Kontraktion.

Bei der Totalpräparation und in histologischen Schnitten finden sich im wesentlichen zwei Zustände der Filterkammer, je nachdem, ob die Tiere sofort nach dem Sammeln fixiert bzw. präpariert wurden oder erst am folgenden Tage. Das Bild, das man bei sofortiger Fixierung erhält, zeigt ein relativ weites Lumen der beiden inneren Filterkammerteile, die sehr innig, ohne erkennbaren Zwischenraum, aneinandergepreßt sind. Allem Anschein nach steht in diesem Zustand das Mitteldarmsystem unter beträchtlichem Druck, da es sich bei vorsichtiger Präparation unter völliger Bewahrung der Gestalt freilegen und bei Durchtrennung des Oesophagus und Enddarmes sogar aus dem Körper entfernen läßt. Solange nicht die Tunica propria des Magens oder Dünndarmes verletzt wird, verhält es sich etwa wie ein fest aufgeblasener Fahrradschlauch, der sich in gleicher Weise Formveränderungen elastisch widersetzt. Einige Zeit nach Unterbrechung der Nahrungsaufnahme, etwa am folgenden Tag präparierte Tiere bieten ein ganz anderes Bild. Die Enddarmblase ist dann prall gefüllt, ebenso der Enddarmteil der Filterkammer. Der Vormagen, der sich vom inneren Enddarm ablöst, ist extrem verengt, so daß kaum noch ein Lumen erkennbar ist. Nach kürzerer Unterbrechung der Nahrungsaufnahme ergibt sich histologisch ein Zwischenstadium, in dem zwar der Vormagen vom inneren Enddarm etwas abgehoben, aber das Lumen noch sehr deutlich ist (Abb. 4). Bei solchen Tieren bietet sich die beste Möglichkeit, die Struktur der Wand des Vormagens zu untersuchen. Zwischen den sich kreuzenden Muskelfasern wölbt sich die Tunica propria (Tu) blasig vor und hebt sich von den gleichfalls, aber schwächer vorgewölbten Zellen ab. Der Zwischenraum erscheint von einer nicht gefärbten feingranulierten Substanz erfüllt. Entsprechende Granula finden sich auch im Lumen des Vormagens, nicht jedoch in dem des Enddarmes.

Während bei den anderen Arten, wie oben geschildert, die Außenwände der Filterkammer dem Enddarm entstammen, der Übergang des Dünndarmes in den Enddarm also mit dem Austreten des Vormagens aus der Umhüllung zusammenfällt, findet sich dieser Übergang bei Stomaphis weiter analwärts. Dieser vom Dünndarm gebildete

Abschnitt der Filterkammer nimmt nicht an der Schlingenbildung teil und fällt dadurch, aber auch aufgrund seiner dickeren Außenwand, schon im Frischpräparat auf.

Außer bei Cinaropsis (nach Leonhardt 1940) und Protolachnus findet sich bei allen von mir untersuchten Arten am Anfang der Filterkammer, wo der Oesophagus die Valvula cardiaca bildet, eine enge Schlinge, die als ganzes vom Enddarm umschlossen ist. Während sonst die innere Wand des Enddarmes sich sehr dicht an die des Vorderdarmes anlegt, bildet sie hier eine Erweiterung, die von Leonhardt und Michel nach dem histologischen Bild als „Blindsack“ bezeichnet worden war. Im Leben, bzw. bei frisch präparierten Tieren, ist dieser eine annähernd kugelige Blase (Abb. 5). Die Funktion ist offenbar ein Zurücktreten von Enddarmblaseninhalten bei der Defäkation zu verhindern. Bei Stomaphis, Lachnus, Tuberolachnus, Maculolachnus, Trama und Protrama liegt der Anfang der Filterkammer mit der Blasenbildung so in dem erweiterten Enddarm, daß die Blase wie bei einem Kugelventil an der Erweiterungsstelle ein Widerlager findet. Bei den Cinarinae erweitert sich der Enddarm mehr caudad. Zwar findet sich auch bei diesen ein „Blindsack“, der aber sehr viel kleiner und vielleicht als Vestigium aufzufassen ist.

V. Der Enddarm und After.

Der Enddarm, soweit er nicht an der Filterkammerbildung beteiligt ist, stellt eine sehr dünnwandige, erweiterungsfähige Blase dar, die bei frischem Material von allen Abschnitten den größten Inhalt fassen kann. Die Zellen sind sehr ausgebreitet und undeutlich gegeneinander abgegrenzt. Eine Cuticula ist mit Hilfe des Lichtmikroskopes nicht erkennbar. Der Tunica propria liegt ein Netz aus Längs- und Ringmuskelfasern auf, das diesen Abschnitt zu peristaltischen Bewegungen befähigt. Die von Leonhardt vermutete Beteiligung der Muskulatur an dem Wiederaufnehmen bereits ausgeschiedener geringer Kotmengen, das von Geinitz (1939) beobachtet wurde, scheint mir jedoch unmöglich. Wahrscheinlich kommt dieses Phänomen mit Hilfe der noch zu beschreibenden „Vorhofbildung“ zustande, die ich bei den meisten Arten feststellen konnte. Das eigentliche Rektum ist sehr kurz.

Dicht davor bilden etwas dickere Zellen einige Ringfalten, die möglicherweise der von Knowlton (1925) beschriebenen *Valvula intestinalis* entsprechen, wenn auch das histologische Bild keine derartige Funktion erkennen läßt. Auch eine Ausscheidung von Exkreten durch die Enddarmwand, wie sie Gersch (1942) für Aphiden angibt, erscheint aufgrund des histologischen Baues bei Lachniden wenig wahrscheinlich. Bramstedt (1948) hat zudem festgestellt, daß Gersch offenbar durch die bei *Drepanosiphoniden* weit im Abdomen liegende Magenblase getäuscht wurde.

Bei den Cinarinae, mit Ausnahme von Protolachnus, bildet die Enddarmblase vor dem Rektum eine weite dorsale Ausbuchtung, die im Extremfall, bei Cinara pini und Cinara laricicola, über das Rektum reicht, so daß dieses durch den Innendruck zusammengepreßt wird (Abb. 6). Bei Schizolachnus und Tuberolachnus wird der gleiche Effekt dadurch erreicht, daß das Rektum nicht in Richtung der Körperachse, sondern dazu senkrecht dorsad verläuft (Abb. 7). Der After öffnet sich mit Hilfe eines Muskelbündels, das der dorsalen Längsmuskulatur entstammt und im gesamten Bereich des Rektum inseriert. Während die anderen Arten bei geringer Kontraktion dieser Muskulatur kleine Exkretmengen hervortreten lassen können, wird bei den zuletzt genannten erst völlige Kontraktion zur Öffnung führen. Wenn sich zugleich die Muskeln des Abdomen kontrahieren, kommt es zu einem plötzlichen Druckanstieg, der zu heftigem Wegspritzen des Kotes führt. Das Fehlen der Trophobie mit Ameisen bei Tuberolachnus und Schizolachnus dürfte mit dieser Form der Defäkation in Zusammenhang stehen. Zumindest bei Tuberolachnus liegt es nicht an der Beschaffenheit des Kotes, da dieser, wie beobachtet wurde, von Ameisen aufgenommen wird, wenn diese ihn an Pflanzenteilen finden. Auch die oben schon erwähnte „Vorhofbildung“ dürfte zur Ameisentrophobie in Beziehung stehen. Es handelt sich um eine dorsal der Afteröffnung unter der Cauda gelegene Falte, die durch ebenfalls der dorsalen Längsmuskulatur entstammende Muskeln erweitert werden kann (Abb. 6 und 8). Der zwischen Cauda und Analplatte liegende Raum, der ohnehin bei diesen Arten größer ist, erfährt dadurch eine zusätzliche Erweiterung. Wie der perianale Haarkranz (Schmidt 1952) dient diese dem Festhalten ausgeschieden^{en} Kotes, das im Sinne der Trophobie einen Vorteil darstellt. Bei Stomaphis sind entsprechende Falten

dorsal und ventral der Afteröffnung ausgebildet, von denen jedoch nur die dorsale erweitert werden kann (Abb. 9).

Außer der für Tuberolachnus und Schizolachnus geschilderten Verschlußweise finden sich bei allen Arten lateral vom Rektum Muskelstränge, die Cauda und Analplatte verbinden und das Rektum durch Kontraktion zusammenpressen.

Da die im anatomischen Teil dargestellten Verhältnisse Indizien enthalten, die zum Verständnis physiologischer Fragen, besonders auch der Funktion der Filterkammer, beitragen, werde ich auf sie, im Zusammenhang mit anderen Beobachtungen, in der Diskussion eingehen.

VI. Die Länge des Darmes und der Filterkammer beim Vergleich der verschiedenen Arten.

Wie aus den vorhergehenden Abschnitten ersichtlich, sind die anatomischen Unterschiede, abgesehen von der bei manchen Arten fehlenden Magenblase, recht gering. Beim Vergleich verschiedener Arten fällt aber auf, daß die Länge des Darmes und mehr noch der Filterkammer sehr unterschiedlich ist.

Um diese Unterschiede zu erfassen, präparierte ich jeweils 10 - 20 Tiere einer Population lebensfrisch auf, durchtrennte den Oesophagus, streckte den Darm vorsichtig in einer Ebene aus und maß ihn mit dem Okularmikrometer. Die Mittelwerte aus diesen Meßreihen sind in der Tabelle auf der folgenden Seite zusammengefaßt. In der angegebenen Gesamtdarmlänge (Gl) ist die Länge der Filterkammer (Fk), die als funktionell einheitliches Organ aufzufassen ist, nur einfach enthalten. Die Vergleichswerte wurden durch Eintragen in ein Wahrscheinlichkeitsnetz hinsichtlich ihrer Verteilung überprüft. Zur Prüfung der Differenzen vergleichbarer Werte auf Signifikanz wurde der t-Test angewandt. Sicherheitsgrenze war 99,9%. In Fällen signifikanter Ungleichheit wurde zusätzlich die Methode von Welch benutzt.

Die unterschiedliche Körperlänge der einzelnen Arten ließ erwarten, daß die Ausbildung des Darmes den damit verbundenen Massenunterschieden entspricht. Da die Durchmesser der Darmteile

Art	Datum	N	Kl	Fk	Gl	Fk%	s	Gl/Kl	s
<u>Lachninae</u>									
<i>Stomaphis quercus</i>	14. 8.	10	4,47	5,74	27,18	21,0	2,46	6,1	0,38
	11. 9.	10	5,33	8,87	32,30	27,4	1,72	6,1	0,31
	28. 9.	9	5,71	8,76	36,52	24,0	2,17	6,4	0,69
<i>Lachnus roboris</i>	19. 6.	17	3,70	2,45	14,13	17,3	1,21	3,8	0,62
	11. 9.	14	3,78	3,70	17,38	21,2	1,93	4,6	0,27
	28. 9.	18	4,26	2,93	16,86	17,6	2,17	3,9	0,36
	10.10.	22	4,36	2,69	16,75	16,1	2,07	3,8	0,27
<i>Maculolachnus submacula</i>	3. 7.	20	2,78	1,31	10,40	12,6	1,69	3,7	0,44
<u>Traminae</u>									
<i>Protrama spec.</i>	6. 8.	12	2,89	1,54	9,80	15,7	1,22	3,4	0,21
<i>Trama troglodytes</i>	6. 8.	16	2,48	0,87	8,07	10,8	1,17	3,3	0,37
<u>Cinarinae</u>									
<i>Cinara laricicola</i>	5. 7.	11	3,24	3,20	13,48	23,7	3,72	4,2	0,29
	21. 8.	10	3,01	2,86	12,95	22,0	3,44	4,2	0,29
<i>Cinara pini</i>	7. 8.	20	3,24	1,50	11,56	13,0	1,65	3,6	0,32
<i>Cinara mda</i> 1 2	11. 7.	8	2,68	0,65	7,03	9,2	1,10	2,6	0,12
	11. 7.	13	2,67	0,67	7,11	9,4	1,02	2,7	0,21
<i>Buchneria pectinatae</i>	13. 7.	9	3,01	1,81	13,17	13,8	1,28	4,4	0,31
<i>Cinaropsis pruinosa</i>	10. 7.	13	3,04	0,95	9,49	10,0	1,44	3,1	0,25
<i>Cinaropsis pilicornis</i>	23. 5.	16	3,09	0,90	8,58	10,5	2,35	2,8	0,25
<i>Cupressobium juniperi</i>	29. 5.	10	2,64	0,83	8,71	9,5	1,56	3,3	0,16
<i>Schizolachnus pinetus</i>	7. 6.	10	2,34	0,79	6,57	12,0	1,88	2,8	0,33
<i>Protolachnus agilis</i>	5. 6.	11	1,98	0,33	4,42	7,5	1,09	2,2	0,17

Tabelle der Darmlängenverhältnisse bei verschiedenen Lachnidenarten (Längen in mm).

Abkürzungen: Fk = absolute Länge der Filterkammer,

Fk% = Länge der Filterkammer in % der Gesamtlänge,

Gl = Gesamtlänge des Darmes, Kl = Körperlänge,

N = Umfang des Kollektivs, s = Standardabweichung.

Die beiden letzten Spalten wurden aus den Einzelwerten, nicht aus den Mittelwerten (vorhergehende Spalten) errechnet.

allgemein etwa gleich sind, prägen sich Oberflächenunterschiede im wesentlichen als Längenunterschiede aus. Gleichzeitige genaue Messung von Durchmesser und Länge ist nicht möglich. Im Schnittpräparat, das den genauen Querschnitt liefern könnte, zeigte sich zudem, daß in Abhängigkeit von der Füllung erhebliche Schwankungen auftreten. Den Zusammenhang von Körper- und Gesamtlänge des Darmes zeigt der Vergleich der Quotienten (Gl/Kl), die von 2,2 bei Protolachnus bis zu 6,4 bei Stomaphis ansteigen.

Eigentümlich und nicht ohne weiteres zu erwarten war die Tatsache, daß der Anteil der Filterkammer an der Gesamtdarmlänge nicht bei allen Arten gleich ist, d.h. daß keine konstante Proportion vorliegt. Wie sich beim Vergleich der Werte mehrerer Stichproben der gleichen Art, vom gleichen Fundort aber zu verschiedenen Zeiten herausstellte, treten auch hier signifikante Unterschiede in der relativen Filterkammerlänge auf, die sich nicht mit den Unterschieden in der Körperlänge oder Gesamtdarmlänge erklären lassen. Da diese Veränderungen bei Lachnus und Stomaphis - beide Arten leben an Eiche - gleichsinnig und synchron zu beobachten waren, dürfte es sich um Anpassungen an den wechselnden physiologischen Zustand der Wirtspflanze handeln. Da von der meisten Arten nur ein oder zwei Meßreihen vorliegen, können weder über das Ausmaß der jahreszeitlichen Schwankungen in der relativen Filterkammerlänge noch über ihren wahrscheinlichen Zusammenhang mit der Gesamtdarmlänge statistische Aussagen gemacht werden. Aus den vorhandenen Werten läßt sich aber die Tendenz ablesen, daß mit der zunehmenden Gesamtdarmlänge die Proportion der Teile sich mehr und mehr zugunsten der Filterkammer verschiebt. Eine Sonderstellung nimmt darin nur Cinara laricicola ein. Vergleicht man die beiden, nicht signifikant verschiedenen Werte mit dem von Cinara pini, so zeigt sich, daß bei sonst weitgehender Gleichheit, hinsichtlich der Länge der Filterkammer ein weit über der Signifikanzgrenze liegender Unterschied besteht.

Eine morphologisch sichtbare Anpassung an physiologische Unterschiede von Wirtspflanzen beobachtete Möricke (1959) bei Aphididen. Bei Doralis (=Aphis) fabae und Myzus persicae ändert sich die Magenweite in Abhängigkeit von

der jeweiligen Wirtspflanzenfamilie. Es handelt sich dabei um individuelle Anpassung, die bei erneutem Wirtswechsel wieder zurückgebildet werden kann. Da die Lachniden nicht nur wirtsspezifisch, sondern auch hinsichtlich des Saugortes auf der Pflanze sehr spezialisiert sind, können solche Anpassungen nur im Zusammenhang mit den jahresperiodischen Veränderungen der Pflanzen erwartet werden. Der Versuch, eine Beziehung zwischen dem Saugort und der relativen Filterkammerlänge zu finden, mißlang. Zwei getrennt vermessene Kollektive von Cinara nuda, die unterhalb und oberhalb der letzten Verzweigung einer Kiefer gegessen hatten, ergab keine signifikante Differenz. Der Erfassung der jahresperiodischen Veränderungen stehen erhebliche Schwierigkeiten im Wege. Die meisten der Arten treten, von seltenen Massenvermehrungen abgesehen, nur sporadisch auf, sodaß homogene Kollektive nicht zu erlangen sind. Auch Laboratoriumszuchten sind bei den an Holzgewächsen lebenden Lachniden kaum möglich. Lediglich Tuberolachnus salignus wäre hier geeignet, da diese Art an Weidestecklingen gezüchtet werden kann (Mittler 1954). Ein weiterer Vorteil ist, daß diese Art erlaubt, mit Hilfe der Rüsselschnittmethode gleichzeitig Analysen des Siebröhrensaftes durchzuführen.

VII. Schlingenbildung und Entwicklung des Filterkammerdarmes.

Wie schon die früheren Autoren feststellten, bildet der Darm ein mehr oder weniger kompliziertes Schlingensystem. Dieses System wird in allen Fällen, unabhängig von der Gesamtlänge des Darmes, ausgebildet.

1. „Situs inversus“ bei Aphidoiden.

Die Präparation von mehreren Tieren der gleichen Art ergab sehr bald, daß sich bei den Lachniden ein „Situs inversus“ des Mitteldarmes findet. Je nachdem, ob die Krümmung des Magenausganges nach rechts oder links verläuft, folgen die anderen Schlingen so, daß bei gleicher Relation der Teile zueinander spiegelbildliche Anordnung vorliegt. Wie aus den Abbildungen ersichtlich, kann einfaches Verdrehen oder Verlagern die beiden Varianten nicht ineinander überführen. Da sich das Phänomen bei

allen bis dahin untersuchten Arten gefunden hatte, war es interessant, bei anderen Aphidoiden ebenfalls danach zu suchen. Ich fand es bei Symydobius oblongus (Drepanosiphonidae) und Pterocomma salicis (Aphididae), was wohl als Hinweis auf weite Verbreitung zu werten ist. Bei Pterocomma salicis, die leicht und in größerer Menge zu beschaffen war, überprüfte ich auch das Zahlenverhältnis der beiden „Isomeren“. Es zeigte sich, daß von 106 Tieren 55 dem „Rechstyp“ und 51 dem „Linkstyp“ entsprachen. Die Verteilung dürfte somit als racemisch zu bezeichnen sein (nach Ludwig, 1932) und das Auftreten der einen oder anderen Variante dem Zufall unterliegen. Übrigens entsprechen auch zwei Abbildungen in der Arbeit Michels (1942) verschiedenen Typen, allerdings ohne daß die Verfasserin auf den Unterschied verweist.

2. Der Schlingenverlauf des Mitteldarmes.

Das Grundschema des Schlingenverlaufs setzt sich aus sechs Bögen zusammen, die die Verlaufrichtung um jeweils 180° umkehren und deren Ebenen gegeneinander verdreht sind (Abb. 10). Den ersten Bogen bildet der Magen mit dem lateralen Ausgang. Der nunmehr rostrad verlaufende Mitteldarm kehrt im zweiten Bogen ventrad-caudad um. Der dritte Bogen verläuft ventral unter dem Enddarm auf die Gegenseite des Abdomens, wo der vierte Bogen ~~wieder~~ parallel dem zweiten wieder dorsad verläuft. Der fünfte liegt in der Regel unter der Magenschlinge und geht im sechsten dann in den Enddarm über, der caudad gerichtet ist. Das Grundschema erfährt bei den Arten mit kürzerem Darm eine Vereinfachung dadurch, daß die Schlingen eins mit zwei und vier mit fünf zusammenrücken und damit ein etwas anderes Bild ergeben (Abb. 11 und 12). Auch durch Torsion des Magens kann es zu scheinbaren Änderungen im Schlingenschema kommen (Abb. 13). Im Bereich des sechsten Bogens bildet sich bei den Lachniden die Filterkammer. Entsprechend der bei den einzelnen Arten sehr verschiedenen Länge, findet sich der einfache Bogen nur bei Arten mit ganz kurzer Filterkammer, wie Protolachnus (Abb. 11), Cupressobium und Cinaropsis, bei den anderen Lachniden nur während der Ontogenie. Mit dem Streckungswachstum der Filterkammer bilden sich zusätzliche Schlingen, die weniger gut in ein durchgängiges Schema einzupassen sind. So überwiegen bei den Arten

mit sehr langer Filterkammer die individuellen Unterschiede das Gemeinsame bei weitem. Aber besonders bei Embryonen, bei denen noch keine Verlagerungen durch die starke Streckung oder durch die zahlreichen Keimanlagen eingetreten sind, kann man doch gewisse übereinstimmende Tendenzen erkennen. So besteht bei der einfachen Schlinge die Tendenz, zusammen mit dem Magen und dessen Ausgang eine S-Krümmung oder deren Spiegelbild zu beschreiben (Abb. 12). Dadurch wird dieser Bogen aus der Sagittalebene in der er ursprünglich angelegt ist, in eine dazu senkrechte gedreht. Durch Krümmung dieser Ebene entsteht ein System aus zwei gegenläufigen Schlingen, deren Anfang und Ende unmittelbar übereinander zu liegen kommt (Abb. 14). Weitere Verlängerung der Filterkammer kann zu neuer Schlingenbildung führen, die aber keine einheitliche Tendenz mehr verrät. Den oben geschilderten einfachen Bogen findet man bei Schizolachnus, Cinara pini, Tuberolachnus (Abb. 15) und in etwas weiterer Form bei Trama und Protrama (Abb. 13). Bei Arten mit noch längerer Filterkammer wie Buchneria, Maculolachnus oder Stomaphis kommt es zu der geschilderten Doppelschlingenbildung.

3. Entwicklung des Filterkammerdarmes.

Um die Entstehung des Grundschemas, besonders auch im Hinblick auf die isomeren Varianten, zu untersuchen, rekonstruierte ich anhand von Schnittserien virginogener Tiere von Stomaphis und Lachnus den Darmverlauf bei den verschiedenen Entwicklungsstadien der Embryonen. Das ursprünglich gerade Darmrohr verlängert sich und bildet eine langgezogene, offene Spirale, die rechts oder links gewunden sein kann (Abb. 18a). Damit ist bereits die Zufallsentscheidung getroffen, denn der weitere Verlauf der Entwicklung erscheint streng determiniert. Der erste Teil tendiert ventrad, der zweite dorsad (Abb. 18b). Durch weitere Streckung schiebt sich dann ein Bogen in der Dorsoventralebene unter einen zweiten, der sich in die Sagittalebene gedreht hat (Abb. 18c). Bei Stomaphis ist in diesem Stadium bereits die Magenblase deutlich differenziert. Hinter ihr und vor dem Übergang in den Enddarm werden dann die Bögen 2 und 4 angelegt, nach deren Ausbildung das Grundschema vorliegt, wie es bei Aphis und anderen filterkammerlosen Arten bleibt (Abb. 18d). In diesem Stadium liegt der vordere, verjüngte Abschnitt der Magenblase parallel

dem Bogen 6. An der Berührungsfläche bildet sich ein höheres Epithel aus, das von dem sehr dünnen des übrigen Enddarmes völlig verschieden ist. An dieser Veränderung nimmt auch die Tunica propria beider Darmabschnitte teil, die gleichfalls erhöht erscheint (Abb. 19). Jetzt schiebt sich eine enge Doppelschlinge des Vormagens so unter den stark verbreiterten Enddarm, daß dieser sie glockenartig überdeckt (Abb. 18e). Gleichzeitig umwächst der Enddarm den seitlich davon aufsteigenden Teil des Vormagens rinnenförmig. Nach Verwachsen der Ränder liegt ein Bild vor, wie man es etwa bei den Arten mit einer kurzen Filterkammer findet (18f). Die Enddarmschlinge umläuft dabei die Magenblase vollständig. Während die Filterkammer infolge ihrer Streckung die obengenannten Stadien durchläuft, wandert auch sie in ihre endgültige Lage. An diesem Ablauf ist aber auch die Magenblase beteiligt; sie wird dabei ein wenig um die Längsachse gedreht (Abb. 18g). Bei Lachnus roboris findet sich eine homologe Entwicklung (Abb. 20a), mit dem Unterschied, daß keine Magenblase angelegt wird und daß die Doppelschleife am Anfang der Filterkammer nicht eingestülpt wird. Da sich aber die gleiche Bildung bei den Imagines findet, nehme ich an, daß sie sekundär dadurch zustande kommt, daß sich in diesem Bereich die Innenwand des umgebenden Enddarmes streckt. Bei dieser Art legt sich in der Entwicklung der Vorderdarm so in eine Rinne des Enddarmes, wie es schon Mordvilko (1895) für Tuberolachnus beschrieben hat (Abb. 20b). Die Bestätigung der von Mordvilko gemachten Angaben ist insofern von Interesse, als Leonhardt (1940) trotz seiner Bemühungen keine Hinweise auf diese Entstehung finden konnte. Eigentümlich ist allerdings, daß diese Art der Filterkammerbildung bei Tuberolachnus gefunden wurde, die eine Magenblase ausbildet und somit eher dem bei Stomaphis geschilderten Entwicklungsgang folgen sollte.

Die sehr frühe Anlage der Magenblase bei Stomaphis, die diese mit anderen Lachniden und den meisten Aphidoiden gemeinsam hat, scheint mir ein primitives Merkmal zu sein, während ihr Fehlen bei Lachnus, Schizodryobius, Maculolachnus und Longistigma (nach Knowlton) als sekundär zu werten sein dürfte.

VIII. Vergleich des Grundschemas des Lachnidendarmes mit dem Darmverlauf anderer Aphidoiden.

Wie Vergleiche mit Abbildungen Webers (1929) und Börners (1938) sowie die eigenen Beobachtungen an Pterocomma salicis (Abb. 16) ergaben, liegt das von mir gefundene Grundschema nicht nur bei den Lachniden, sondern auch bei anderen Blattlausarten vor. Zumindest weisen (nach Börner) die Därme von Periphyllus (Chaitophoridae), Drepanosiphon (Callaphididae), Phloeomyzus (Thelaxidae), Pachypappa (Pemphigidae) eine entsprechende Schlingenzahl und, soweit aus den Abbildungen zu entnehmen, gleiche oder entsprechende Lage der Abschnitte auf. Lediglich der Längenanteil unterliegt, wie bei den Lachnidenarten, Abweichungen. Wo prinzipielle Unterschiede vorzuliegen scheinen, handelt es sich in allen Fällen um Vereinfachungen bei kürzeren Därmen; so bei Hamamelistes (Thelaxidae), Adelges (Adelgidae) und Phylloxera (Phylloxeridae).

Die Abbildungen Börners von Lachnidendärmen (Stomaphis und Protolachnus) stimmen allerdings nicht völlig mit den Verhältnissen überein, die ich bei wiederholter und sorgfältiger Präparation beobachtete. Ich möchte annehmen, daß es sich dabei um Artefakte, verursacht durch die etwas gröbere Präparationstechnik, handelt, zu der Börner aufgrund des umfangreicheren Materials wohl gezwungen war. Webers Zeichnung des Darmsitus bei Aphis entspricht ganz dem Grundschema (Abb. 17). Auch die in den Arbeiten von Leonhardt und Michel enthaltenen Abbildungen der Därme von Cinaropsis piceae und Lachnus roboris kann ich anhand meiner Beobachtungen bestätigen. Die Numerierung der Darmschlingen von Lachnus stimmt im übrigen genau mit der überein, die ich in meinem Schema anwendete.

IX. Die Filterkammer anderer Homopteren im Vergleich mit der der Lachniden.

Es liegt nahe, nach Beziehungen zwischen den Filterkammerbildungen anderer Homopteren und der von Lachniden zu fragen. Nach Weber (1930) und Pesson (1951) wird bei den Zikaden die Filter-

kammer nur durch Annäherung der Darmteile in einer gemeinsamen Umhüllung, die aus der Tunica propria des Vorderdarmes entsteht, gebildet. Bei den Psylliden fehlt eine solche Hülle. Durch gegenseitige, spiralförmige Umschlingung berühren sich jedoch auch bei ihnen Vorder- und Enddarm mit großer Fläche. Bei Aleurodiden wird der Enddarm so vom Vorderdarm umlagert, daß ein ähnliches Bild entsteht wie bei den Lachniden, jedoch mit umgekehrter Lagebeziehung der Darmteile. Bei den Cocciden findet sich zwar die Einstülpung einer Schlinge in den Enddarm, die somit der ersten, ebenfalls als ganze eingestülpten Schlinge bei Lachniden gleicht (S. 24). Dabei kommt es aber bei Cocciden zu einer weiteren Umhüllung dieser Darmteile durch die nochmals erweiterte Enddarmblase, die bei den meisten Arten die Verbindung zu den anderen Darmabschnitten verloren hat. Ein einschneidender Unterschied zum Darmsystem der übrigen Homopteren ist auch das völlige Fehlen der Malpighischen Gefäße bei Lachniden wie bei allen Aphidoiden. Börner (1938) vertrat daher die Auffassung, die Lachniden seien spezialisierte Vertreter der Aphidoiden, bei denen die Filterkammer, unabhängig von anderen Homopteren neu entwickelt worden sei.

Von besonderem Interesse war in diesem Zusammenhang auch der Vergleich mit anderen, Filterkammern besitzenden Aphidoiden. Von den drei Gattungen der Aphididae, die nach Börner (1938) diese Darmbildung aufweisen, gelang es mir leider nur Capitophorus hippophaes Walk. zu erhalten (Abb. 21). Bei dieser Art besteht die gleiche Beziehung von Mitteldarm und Enddarm. Auch das Grundschema des Schlingenverlaufs entspricht dem früher dargestellten. Zugleich ergeben sich jedoch erhebliche Abweichungen gegenüber dem Darmsystem der Lachniden. Der Bogen, der bei diesen dem Magen entspricht, ist bei Capitophorus die engste Stelle des Mitteldarmsystems, das sich von da an allmählich weitert und vor der Umfassung des Anfangsteiles das größte Lumen erreicht.

D. Diskussion der Ergebnisse

Die phylogenetischen und systematischen Folgerungen aus der vergleichenden Untersuchung müssen dem Systematiker überlassen werden, der ja noch eine Fülle anderer Merkmale in Betracht ziehen muß, die nicht Gegenstand dieser Arbeit waren. Dagegen lieferte die Untersuchung etliche Hinweise auf die Verdauungsphysiologie des Filterkammerdarmes, die eine Erörterung im Zusammenhang auch mit Ergebnissen früherer Autoren erforderlich machen.

Die weite Verbreitung der Filterkammer bei den Homopteren läßt eine Beziehung zur pflanzensaftsaugenden (phytomyzen) Ernährungsweise erwarten. Andererseits fehlt sie aber den meisten Aphidoiden, obwohl diese in gleicher Weise durch Anstechen des Phloems den Nahrungssaft gewinnen. Schon Büsgen (1891) hatte die Vermutung geäußert, die Filterkammer diene der Anreicherung von Eiweißstoffen durch selektive Ausscheidung von Kohlenhydraten und Wasser auf verkürztem Weg. Erhärtet wurde diese Auffassung durch die Befunde Berleses (1909), die zeigten, daß bei vielen Cocciden die einzige Möglichkeit zur Kohlenhydratausscheidung die Filterkammer ist, da eine Verbindung vom Mitteldarm zur Enddarmblase fehlt. Auch Pesson (1942) konnte diese Ergebnisse bestätigen. Allerdings war es nicht möglich, eine direkte Ausscheidung in den Enddarm nachzuweisen. Gerschs (1942) Beobachtungen an Pterocallis und Drepanosiphon schienen zwar darauf hinzudeuten, doch wurden sie von Bramstedt (1948), wie erwähnt (S. 17), auf einen Irrtum zurückgeführt. Bramstedt selbst gelang es nicht, mit Hilfe fluoreszierender Farbstoffe (Lactoflavin, Fluorescein) eine direkte Ausscheidung in die Filterkammer festzustellen. Allerdings hält er für möglich, daß Wasser und andere kleine Moleküle diesen Weg gehen.

Bei Zusammenfassung der bisherigen Kenntnisse und eigener Beobachtungen läßt sich die Funktion der Filterkammer in folgender Weise darstellen: Bei Blattläusen ist aufgrund der Lebensweise und der hohen Vermehrungsrate der Bedarf an Eiweißstoffen wesentlich höher als an Kohlenhydraten. Der Siebröhrensaft enthält aber diese Stoffe in genau umgekehrtem Verhältnis. Nach Ziegler (1956) finden sich im Sommer im Siebröhrensaft von Eichen nur 0,39 - 0,50 mg/ml Stickstoffverbindungen gegenüber

etwa 180 mg/ml Zucker. Es müssen also nicht nur erhebliche Mengen Siebröhrensaft aufgenommen werden, die Stickstoffverbindungen müssen auch in resorbierbare Konzentration gebracht, d.h. angereichert werden. Daß dies nicht quantitativ möglich ist, zeigen die im Honigtau noch immer reichlich vorhandenen Aminosäuren (Mittler, von Dehn).

Der erwähnten, selektiven Anreicherung dient bei den Lachniden der Filterkammerdarm (Schema: Abb. 22). In seinem Bau entspricht er weitgehend einem „Haarnadelgegenstromsystem“, wie es in ähnlicher Weise der Harnkonzentrierung in den Tubuli der Säugerniere dient. Dabei würde der Vormagen dem proximalen Tubulus entsprechen, der Dünndarm der Henleschen Schleife und die äußere Filterkammer dem distalen Tubulus. Die hydrostatische Druckdifferenz zwischen innerem und äußerem Filterkammerlumen, d.h. zwischen Vormagen und Enddarm, führt zum Abpressen von Wasser in diesen. Infolgedessen bildet sich ein Konzentrationsanstieg vom Oesophagus bis zur Magenblase aus, dem ein analoges Gefälle im äußeren Filterkammerlumen entspricht. Da in dem dazwischen liegenden sehr engen Dünndarm durch Resorption die Konzentration sinkt, ist im Enddarmteil der Filterkammer eine niedrigere zu erwarten. Der sich damit ergebende osmotische Potentialunterschied erleichtert die Ausscheidung von Zucker, die nur unter aktiver Beteiligung der Wandzellen vorstellbar ist. Durch diese selektive Ausscheidung steigt aber die Konzentration der Aminosäuren relativ stärker als die des Zuckers, d.h. sie werden angereichert.

Während man die hydrostatische Druckdifferenz unmittelbar beobachten kann, läßt sich das Austreten von Flüssigkeit durch die Wand des Vormagens aus der Füllung der Ventilblase (S. 16 u. Abb. 5) erschließen, die nur auf diesem Wege möglich ist. Auch für die Ausscheidung von Zucker gibt es einen Hinweis: Bramstedt (1948) schließt aus seinen Beobachtungen am Filterkammerdarm von Schizolachnus auf einen hohen Kohlenhydratstoffwechsel der Filterkammerzellen. Die hohe Dehnbarkeit der Enddarmblase bewirkt, daß die hydrostatische Differenz weitgehend unabhängig vom jeweiligen Füllungsgrad ist. Immerhin wird die Wirkungsweise der Filterkammer unterstützt und gesteigert durch die häufige Defäkation kleiner Mengen, wie sie nur bei der Trophobiose mit

Ameisen möglich ist. Fehlen diese, muß die Menge groß genug sein, um beim Wagspritzen die Kohäsion an der Afteröffnung zu überwinden. Die Ventilblase verhindert dabei einen Rückstau in die Filterkammer.

Zur Senkung der Kohlenhydratkonzentration im Darmsystem dient noch ein zweites Prinzip: der im Siebröhrensaft vorherrschende, vielfach einzige Zucker wird zuerst fermentativ gespalten, dann aber zu höher molekularen Oligosacchariden aufgebaut (Duspiva 1955). Diese Zuckersynthese wurde von Duspiva für filterkammerlose Blattlausarten beschrieben, doch kommt sie vielleicht auch bei den Lachniden vor: im Honigtau von Tuberolachnus (Mittler 1958a) und von Lachnus roboris (Michel 1942) wurde das Trisaccharid Melezitose gefunden; bei Lachnus roboris bildet es sogar den Hauptanteil am Trockengewicht des Kotes.

Ungeklärt ist die Funktion der Peptidasen, die im Darm der von Siebröhrensaft lebenden Blattläuse nachweisbar sind, da in dieser Nahrung Peptide fehlen und die Aminosäuren in freier Form vorliegen. Von Dehn, die auf dieses Problem hinwies, hielt für möglich, daß die beobachteten Eiweißkonkremente durch fermentative Synthese entstehen und erst in einer zweiten Phase, bei Unterbrechung des Nahrungszustromes und Änderung des pH-Wertes abgebaut und resorbiert werden. Die Änderung des pH-Wertes ist erforderlich, da das Spaltungsoptimum der beobachteten Fermente im sauren Bereich liegt, der Siebröhrensaft aber alkalisch reagiert. Der Filterkammerdarm bietet gegenüber dieser Form der Anreicherung den Vorteil, eine kontinuierliche Nahrungsaufnahme und damit eine bessere Ausnutzung der Nahrungsquelle zu ermöglichen. Ob und in welchem Umfang die auch bei Lachniden (Schizolachnus) gefundenen Peptidasen eine entsprechende Funktion haben, ist unbekannt. Konkrementbildungen konnten nur ausnahmsweise beobachtet werden, so bei Tieren, die zu Zeiten erhöhter Aminosäurenkonzentration des Siebröhrensaftes gesammelt wurden. Solche Konzentrationserhöhungen finden sich regelmäßig im Zusammenhang mit den Wachstums- und Abbauvorgängen der Pflanzen und sind oft mit starken Massenvermehrungen der Blattläuse verknüpft. Nach Ziegler (1956) erreicht die Aminosäurenkonzentration im Siebröhrensaft von Eichen zur Zeit der Laubvergilbung bis zu 10-fache Werte.

Diese jahresperiodischen Schwankungen im Gehalt des Nahrungssaftes dürften auch die beobachteten Unterschiede in der Filterkammerlänge erklären. Sie wären somit als Anpassung an die wechselnden Ernährungsbedingungen zu verstehen, wie sie Moericke (1959) bei Doralis fabae und Myzus persicae als Änderungen der Magenweite beobachtete, allerdings in Abhängigkeit von den jeweiligen Wirtspflanzen dieser polyphagen Arten. Zusammenhänge zwischen der Weite und der Funktion dieses Mitteldarmabschnittes sind nicht bekannt. Auch bei Lachniden konnte ich Unterschiede in der Weite der Magenblase beobachten. Möglicherweise besteht eine Beziehung zwischen dem Druck des Nahrungssaftes und der Weite des Magenabschnittes, d.h. dessen Oberfläche. Der Nachweis hierfür dürfte allerdings schwierig sein, da die Bestimmung des Turgor bisher nicht mit hinreichender Genauigkeit erfolgen kann. Aber auch in anderer Hinsicht bestehen Unterschiede der Physiologie verschiedener Wirtspflanzen, die sicher einen Einfluß auf die Ernährung der Blattläuse ausüben. Nach Ziegler & Mittler (1959) läßt sich aus von Cinaropsis angestochenen Siebzellen der Fichte nur kurze Zeit Saft gewinnen. Wenn der Inhalt von etwa 50 Zellen ausgetreten ist, kommt der Zustrom offenbar zum Erliegen. In diesem Fall ist der Vorteil des Filterkammerdarmes zweifelhaft, da eine kontinuierliche Saftentnahme an der Reaktion der Wirtspflanze scheitert.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Lachniden den Überdruck ihrer Nahrungsquellen nicht nur beherrschen, sondern sogar zur Nahrungsanreicherung ausnutzen. Mit diesem hohen Grad der Anpassung ist aber offenbar eine weitgehende Abhängigkeit verbunden, die sich in der Beschränkung auf ein kleines Wirtsspektrum - wenige Holzgewächse und Wurzeln einiger Kräuter - bei strenger Spezialisierung der einzelnen Art nicht nur auf wenige, nächstverwandte Wirtspflanzen, sondern auf einen meist kleinen Bereich ihrer Sproßachsen bzw. ihrer Wurzeln äußert. Im deutlichen Gegensatz dazu kann die Familie der Aphididae gesehen werden, in der Gattungen wie Aphis oder Myzus ein sehr mannigfaltiges Wirtsspektrum besitzen und zwischen sehr verschiedenen Pflanzenarten überwechseln.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

I. Die Untersuchung der anatomischen Verhältnisse brachte folgende Ergebnisse, die für alle untersuchten Arten zutreffen:

1. Abweichend von den Verhältnissen bei Aphis fabae, liegt der Pharynx der Lachniden dem Querarm des Tentoriums dicht an. Kontraktion der Pharynxmuskulatur kann an dieser Stelle das Einströmen des unter Überdruck stehenden Nahrungssaftes verhindern und so den Mitteldarm vor Überdehnung schützen (S. 8).
2. Alle untersuchten Arten (Artenliste S. 3 u4) bilden eine Filterkammer aus. Die ihren Bau betreffenden Angaben früherer Autoren konnten bestätigt werden. Dagegen entspricht die Valvula cardiaca völlig der von Aphis fabae. Wie bei dieser Art, ist auch bei den Lachniden an dieser Stelle die Cuticula abgehoben und zu einem dünnwandigen Blasenring ausgedehnt (S. 11 und Abb. 3).
3. Der unter beträchtlichem Druck einströmende Siebröhrensaft erzeugt zwischen dem inneren Lumen der Filterkammer und dem umgebenden Enddarm eine hydrostatische Druckdifferenz, die unterstützt und erhalten wird durch den englumigen Dünndarm und die sehr erweiterungsfähige Enddarmblase.
4. Am Übergang der Filterkammer in die Enddarmblase bilden die meisten Arten ein Ventil aus, das bei der Defäkation den Rückstau von Kot in die Filterkammer verhindert. Es entsteht aus einer kugeligen Erweiterung der inneren Enddarmwand (= mittlere Wand der Filterkammer), die sich an dieser Stelle vom Vormagen abhebt und an der äußeren Wand, die sich filterkammerwärts verengt, ein Widerlager findet (S. 16 und Abb. 5)
5. Die physiologischen Folgerungen der genannten anatomischen Eigentümlichkeiten des Lachnidendarmes werden in der Diskussion (S. 26) im Sinne eines Haarnadelgegenstromprinzips erörtert. Danach wird der Turgor der angestochenen Siebzellen nicht nur beherrscht, er dient vielmehr der Konzentrierung der Nahrung durch Abpressen von Wasser direkt in den Enddarm.

II. Bei den einzelnen Arten zeigten sich Unterschiede in den folgenden Punkten:

6. Bei Stomaphis bedingt die außergewöhnliche Länge des Labiums Abweichungen im Bau. Das Grundglied des Labiums kann durch Einstülpungen in den Körper die Gesamtlänge auf etwa $1/3$ reduzieren. Sein distales Ende kommt dabei weit ins Innere des Abdomens zu liegen.

7. Im Bau der Speicheldrüsen besteht allgemein große Ähnlichkeit zu denen von Aphis fabae. Ihr Differenzierungsgrad zeigt jedoch Unterschiede in Abhängigkeit von der Körpergröße der Art.

8. Die Länge der Filterkammer ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden und steht in keinem linearen Verhältnis zur Gesamtlänge des Darmes (Tab. 1, nach S. 18).

9. Bei wiederholten Messungen an verschiedenen Arten von der gleichen Wirtspflanze zeigte sich synchrone Zu- und Abnahme der relativen Filterkammerlänge.

10. Die meisten Arten bilden eine Magenblase aus. Ausnahmen sind Lachnus roboris, Schizodryobius pallipes und Maculolachnus submacula, bei denen der homologe Mitteldarmabschnitt jedoch ebenfalls sekretorisch tätig ist.

11. Die Ausbildung der Afteröffnung ist bei den einzelnen Arten ebenfalls recht verschieden. Die Unterschiede wurden beschrieben und im Zusammenhang mit der Lebensweise (Trophobie mit Ameisen) gedeutet (S. 17).

III. Die Untersuchung der Schlingenbildung und der Entwicklung der Filterkammer ergab:

12. Bei den Lachniden und Aphididen, möglicherweise auch bei vielen anderen Blattläusen, findet sich ein „Situs inversus“ des Darmes. Die Verteilung beider Isomeren ist racemisch.

13. Der Schlingenverlauf des Mitteldarmes folgt bei den Lachniden einem gemeinsamen Grundschema, an dem die Filterkammer nicht beteiligt ist. Es findet sich in gleicher Weise bei Aphididen (Abb. 10).

14. Die Entwicklung dieses Grundschemas wird an den Arten Stomaphis und Lachnus dargestellt. Auf geringe Unterschiede wird verwiesen.

IV. Vergleiche mit Filterkammerdärmen anderer Homopteren:

15. Während sich alle bisher beschriebenen Filterkammertypen in ihrem Bau prinzipiell von dem der Lachniden unterscheiden, ist bei Capitophorus hippophaes (Aphididae) eine im Bau recht ähnliche Filterkammer entwickelt. In der Anlage des übrigen Mitteldarmes bestehen jedoch erhebliche Unterschiede (S.25 und Abb. 21).

Literatur.

- Baier, M.: Homopteren in: Handbuch der Zoologie.
4, 2, 2205-2456 (1937/38).
- Banks, C. J. & Nixon, H. L.: The feeding and excretion of
the bean aphid. J. exp. Biol. 35, 703-711 (1958).
- Berlese, A.: Gli insetti. 1, 1004, Soc Edit. Libreria,
Milano 1909.
- Börner, C.: Neuer Beitrag zur Systematik und Stammesgeschichte
der Blattläuse. Abh. Naturw. Ver. Bremen, 30 ,
167-179 (1938).
- Europae centrals Aphides. Die Blattläuse Mittel-
europas. Mitt. thüring. Bot. Ges. Weimar, 3. Beiheft,
488 S. (1952).
- & Heinze, K.: Aphidina - Aphidoidea. In: P. Sorauer:
Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 5, 5. Aufl.,
4. Liefg. Berlin und Hamburg, 1-402 (1957).
- Bramstedt, F.: über die Verdauungsphysiologie der Aphiden.
Z. Naturforschung. 3b, 14-24 (1948).
- Braun, R.: Die Honigtaufrage und die Honigtau liefernden
Kienläuse (Cinarini CB). Z. angew. Entomolog.
24. 461
- von Dehn, M.: Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie der
Aphiden. Z. vergl. Physiol. 45, 80-108 (1960).
- Duspiva, F.: Der Kohlehydratumsatz im Verdauungstrakt der
Rynchoten, ein Beitrag zum Problem der stofflichen
Wechselbeziehungen zwischen saugenden Insekten und
ihren Wirtspflanzen. Mitt. Biol. Zentralanst.
Berlin-Dahlem, Heft 75, 82-89 (1953).
- Weitere Untersuchungen über stoffwechsel-
physiologische Beziehungen zwischen Rynchoten und
ihren Wirtspflanzen. Mitt. Biol. Zentralanst.
Berlin-Dahlem, Heft 80, 155-161 (1954).
- Geinitz, B.: Honigtau, Bienenzucht und Forstwirtschaft.
Verhandlg. 7. Int. Entomolog. Kongreß. 3, 1780-
1791 (1939).

- Gersch, M.: Verteilung und Ausscheidung von Fluorescein bei Aphiden. Z. vergl. Physiol., 29, 506-531 (1942).
- Über die Ausscheidung von Farbstoffen bei der Reblaus. Zool. Anz. 151, 225-236 (1953).
- Herzig, J.: Ameisen und Blattläuse (Beitrag zur Ökologie aphidophiler Ameisen). Z. angew. Entomol. 24, 367-435 (1937).
- Kloft, W.: Die Trophobiose zwischen Waldameisen und Pflanzenläusen mit Untersuchungen über die Wechselwirkungen zwischen Pflanzenläusen und Pflanzengeweben. Entomophaga, 5, 43-54 (1960).
- Knowlton, G. F.: The digestive tract of Longistigma caryae (Harris). Ohio J. Sci., 25, 244-252 (1925).
- Leonhardt, H.: Beiträge zur Kenntnis der Lachniden. Z. angew. Entomol., 27, 208-272 (1940).
- Lindemann, Chr.: Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Blattläuse. Z. vergl. Physiol. 31,
- Ludwig, W.: Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. 496 S., Berlin (1932).
- Michel, E.: Beiträge zur Kenntnis von Lachnus (Pteroclorus) roboris L., einer wichtigen Honigtauerzeugerin an der Eiche. Z. angew. Entomol., 29, 243-281 (1942).
- Mittler, T. E.: Amino-acids in Phloem Sap and their excretion by aphids. Nature (London) 172, S. 207, (1953).
- Studies on the feeding and nutrition of Tuberolachnus salignus.
 I. The uptake of phloem sap. J. exp. Biol., 34, 334-341 (1957)
- II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honey-dew. J. exp. Biol., 35, 74-84 (1958).
- III. The nitrogen economy. J. exp. Biol., 35, 626-638 (1958).

- Moericke, V.: Die Magengröße von Myzus persicae (Sulz.) und Doralis fabae (Scop.) in Abhängigkeit von der Wirtspflanze. Z. angew. Entomol., 47, 137-141 (1960/61).
- Mordvilko, A.: Zur Biologie und Systematik der Baumläuse (Lachninae Pass. part.) des Weichselgebietes. Zool Anz. 18, 73-85, 93-104 (1895).
- Zur Anatomie der Pflanzenläuse, Aphidae. (Trama Heyden und Lachnus Illiger). Zool. Anz. 18, 345-364 (1895).
- *Nixon, G. E. J.: The Association of Ants with Aphids and Coccids. 36 S., London 1951).
- *Pesson, P.: Contribution a l' etude morphologique et fonctionnelle de la tete, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. 226 S., Paris (1944).
- Ordre des Homopteres (Homoptera Leach, 1815). In: Grasse: Traite de Zoologie. 10, 2, 1390-1656, Paris (1951).
- Rawitscher, F.: Wohin stechen die Pflanzenläuse? Z. Botanik 26, 145-168 (1933).
- Schmidt, H.: Untersuchungen zur Trophobiose der Ameisen.
1. Mitteilung: Morphologie und Ökologie des perianalen Haarkranzes der Aphiden. Z. Morphol. und Ökol Tiere, 41, 223-246 (1952).
- Snodgrass, R. E.: Principles of Insect Morphology New York and London, 667 S., (1935).
- Toth, L.: Über die frühembryonale Entwicklung der viviparen Aphiden. Z. Morphol. und Ökol. Tiere 27, 692-731 (1933).
- Wolsky, A. und Batyka, E. N-Assimilation aus der Luft bei den Rynchoten (Insecta). Z. vergl. Physiol., 30, 300-320 (1943).
- Die Rolle der Mikroorganismen in dem Stickstoffwechsel der Insekten. Zool. Anz., 146, 191-197 (1951).
- *Weber. H.: Skelett, Muskulatur und Darm der schwarzen Blattlaus (Aphis fabae Scop.). Zoologica 28, Heft 76, 120 S. (1928).

- Biologie der Hemipteren. Biolog. Studienbücher 11 ,
543 S., Berlin (1930).
- Grundriß der Insektenkunde, 3. Aufl. Stuttgart (1954).
- Wellenstein, G.: Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise
(Formica rufa L.). Z. Pflanzenkrankh. (Pflanzenpathol.)
und Pflanzenschutz. 59, 430-451 (1952).
- Wigglesworth, V. B.: The principles of insect physiology.
4. Aufl. London und New York (1950).
- *Ziegler, H.: Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der
Assimilate. Planta 47, 447-500 (1956).
- & Mittler, T. E.: Über den Zuckergehalt des Siebröhren-
bzw. Siebzellensaftes von Herakleum Montegazzianum
und Picea abies (L.) Karst. Z. Naturforschg. 14b,
278-281 (1959).
- Zimmermann, M. H.: Translocation of Organic Substances in Trees.
I. The Nature of Sugars in the Sieve Tube Exudate
of Trees. Plant Physiol. 32, 288-291 (1957).
- Zweigelt, F.: Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blatt-
läuse. Centralb. Bakteriolog. Abt. II, 42, 265-335
(1915).

Angaben über weitere Literatur sind besonders zahlreich in den
mit * bezeichneten Arbeiten enthalten.

Abbildungen

Abkürzungen:

ACL	Anteclypeus	Oes	Oesophagus
AEd	Äußere Enddarmwand	OL	Labrum
Avc	Anlage der Valvula cardiaca	OSG	Oberschlundganglion
Cu	Cuticula	PCL	Postclypeus
Edb	Enddarmblase	Rmf	Muskelfasern über der Tunica propria
Fk	Filterkammer	Sb	Sekreterfüllter Blasenring
IEd	Innere Enddarmwand	Spg	Speichelgang
LB	Labium	Spp	Speichelpumpe
LEd	Lumen des Enddarmes	SZ	Sekretliefernde Zellen
LVm	Lumen des Vormagens	Ttq	Querarm des Tentoriums
Mdkn	Mundknöpfe	Tu	Tunica propria
m.dil. 1-3	Dilatatoren der Mundpumpe	USG	Unterschlundganglion
m.retr.pist.	Retraktor der Speichelpumpe	Vc	Valvula cardiaca
		Vm	Vormagenwand

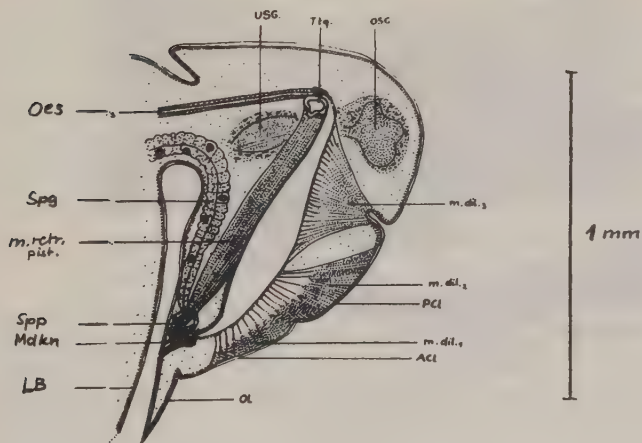


Abb. 1 Kopf von Lachnus roboris, längs.

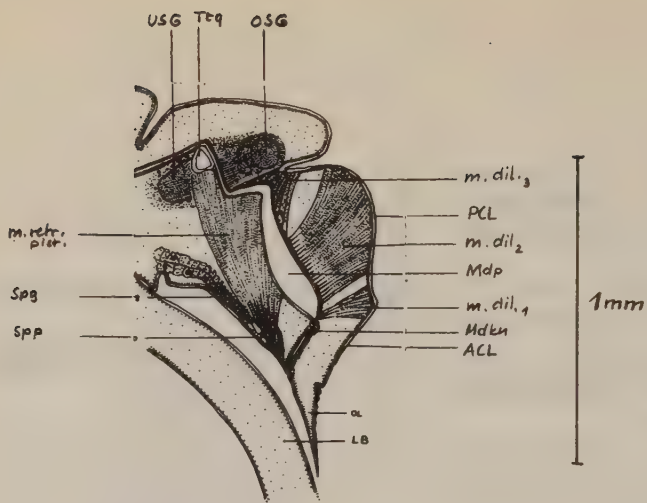


Abb. 2. Kopf von Stomaphis, längs

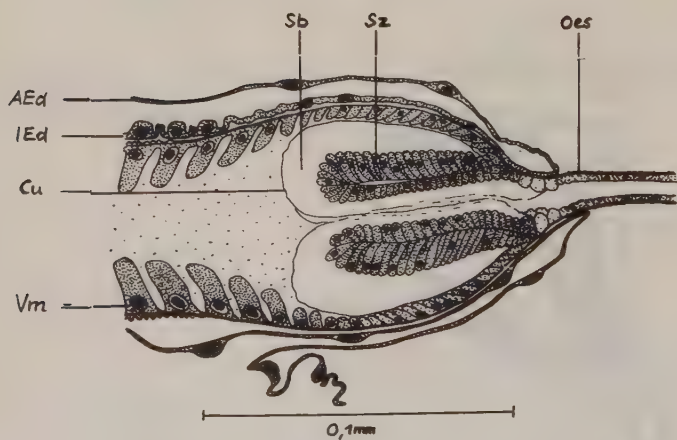


Abb. 3. Valvula cardiaca und Anfang der Filterkammer,
längs (Stomaphis)

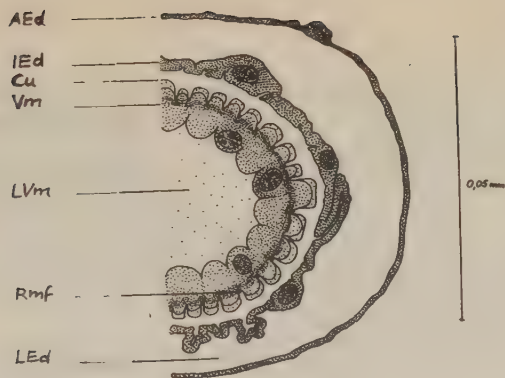


Abb. 4 Querschnitt durch die Filterkammer von Stomaphis. Text S. 15

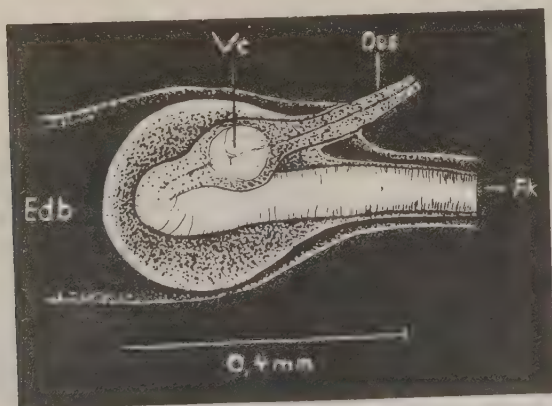


Abb. 5 Anfang der Filterkammer mit Valvula cardiaca und der Ventilbildung (nach einem Frischpräparat von Lachnus roboris).



Längsschnitte durch die After-
region verschiedener Lachniden

Abb. 6 Cinara pini

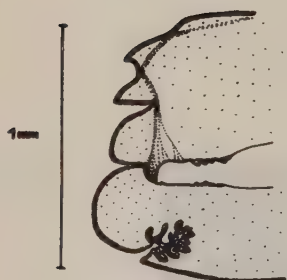


Abb. 7 Tuberolachnus salignus

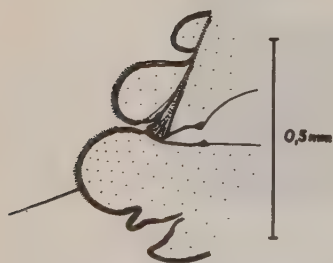


Abb. 8 Lachnus roboris

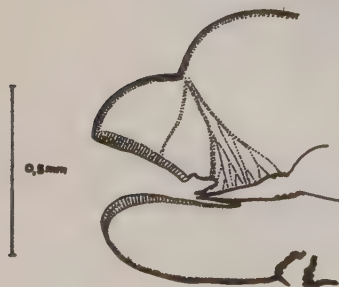


Abb. 9 Stomaphis quercus

Abb. 10 Grundschemata des
Schlingenverlaufes
(ohne Filterkammer)



Abb. 17 Schlingenverlauf
bei Aphis fabae
(nach Weber, 1928)



Abb. 11 Darmsitus von
Protolachnus
(von dorsal)



Abb. 12 Darmsitus von
Schizolachnus
(von dorsal)





Abb. 13 Darmsitus von
Trama (von dorsal)

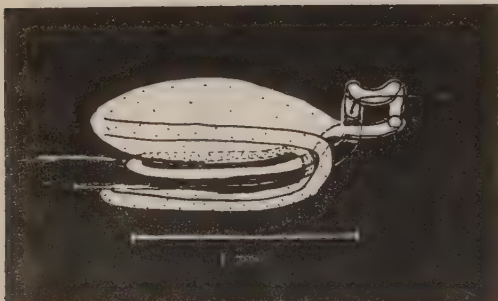


Abb. 14 Darmsitus von
Buchneria (von lateral)

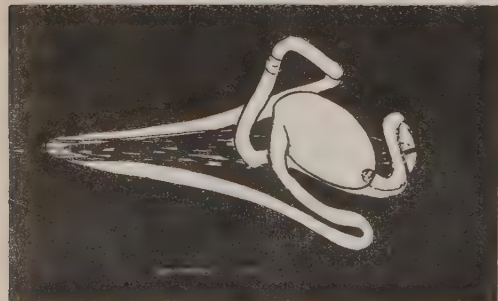


Abb. 15 Darmsitus von
Tuberolachnus
(von dorsal)

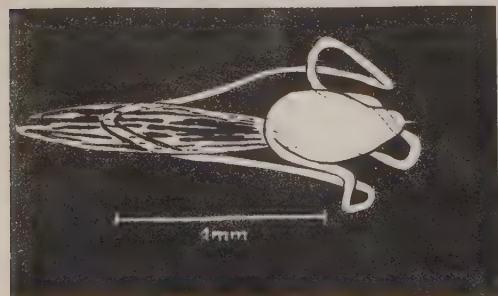


Abb. 16 Darmsitus von
Pterocomma
(von dorsal)

Abb. 17 wurde auf S. 41
gestellt, um den Vergleich zu
erleichtern.

Abb. 18 Entwicklung des
Schlingenverlaufes
bei Stomaphis.
Text Seite 22



a)



b)



c)



d)

e)



Abb. 18 (Fortsetzung)



f)



g)

Abb. 19 Beginn der
Entwicklung der
Filterkammer bei
Stomaphis, längs.
ca. 320fach vergr.

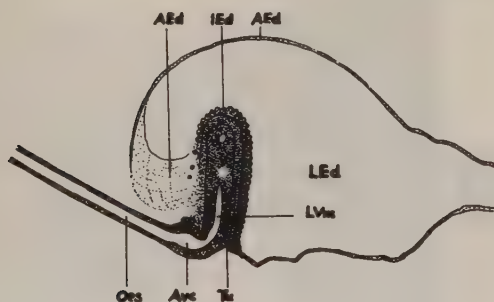


Abb. 20 Entwicklung der
Filterkammer bei
Lachnus



a)



b)

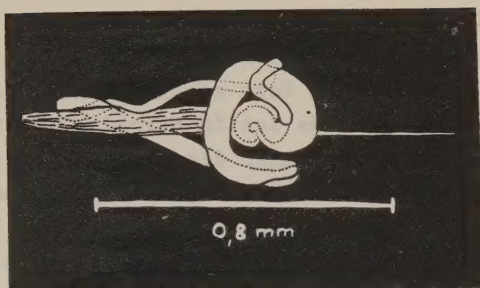


Abb. 21 Darmsitus von Capitophorus hippophaes

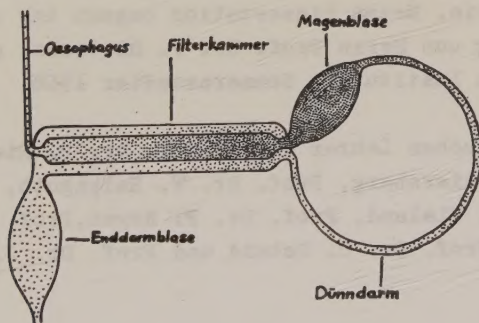


Abb. 22 Schematische Darstellung der Konzentrations-
verhältnisse im Filterkammerdarm. Text S. 27

Lebenslauf

Am 29. Dez. 1933 wurde ich als Sohn des Elektroingenieurs Fritz Stroman und dessen Ehefrau Mathilde, geb. Nötzel, in Offenbach am Main geboren. Nach vierjähriger Grundschulzeit wurde ich im Herbst 1944 in Nidda/Oberhessen, wohin ich wegen des Bombenkrieges verschickt worden war, in die Oberschule aufgenommen. Da jedoch infolge der zunehmenden Kriegseinflüsse kein geregelter Unterricht zustande kam, wurde ich nach Kriegsende erneut in die Sexta, jetzt des Leibniz-Realgymnasiums, Offenbach a.M., eingeschult, an dem ich 1955 meine Reifeprüfung ablegte.

Mit dem Sommersemester 1955 begann ich mein Studium an der Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt am Main, mit den Fächern Zoologie, Botanik und Chemie. Daneben belegte ich Vorlesungen in Geographie, Politik und Philosophie. Meine Dissertation begann ich unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. P. Rietschel am Zoologischen Institut im Sommersemester 1958.

Meine akademischen Lehrer waren Prof. Dr. P. Rietschel, Prof. Dr. H. Giersberg, Prof. Dr. W. Halbsguth, Prof. Dr. Th. Wieland, Prof. Dr. P. Royen, Prof. Dr. H. Lehmann, Prof. Dr. C. Schmid und Prof. Dr. J. Schaaf.

Druck: Bildstelle der J.W. Goethe-Universität
Frankfurt a. M.

